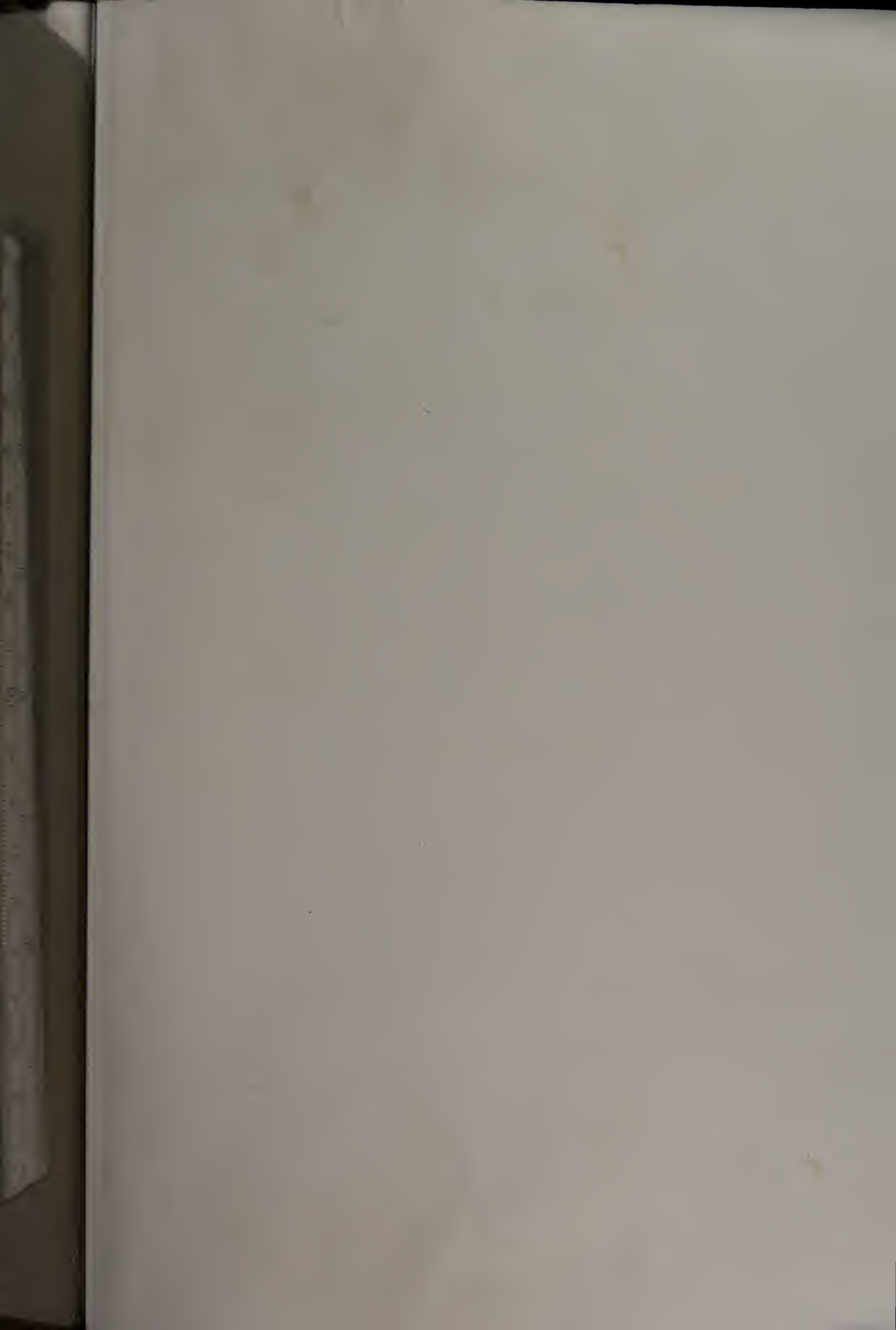


Nicht im Buchhandel.

Abdruck

aus der

Zeitschrift für allgemeine Physiologie.

Herausgegeben von

Dr. Max Verworn,

Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts
an der Universität Göttingen.

Fünfter Band. Erstes Heft. 1905.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Ueber Galvanotaxis vom Standpunkte der physikalischen Chemie.

Von ALFRED COEHN und WAKELIN BARRATT.

(Aus dem Institut für physikalische Chemie und dem Physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

(Der Redaktion zugegangen am 4. November 1904.)

I. Die orientierende Einwirkung des konstanten elektrischen Stromes auf lebende Wesen ist von HERMANN[1]) zuerst an Froschlarven und weiterhin an anderen höheren Tieren, Fischen etc. wahrgenommen worden. Von dem Gedanken ausgehend, daß die Einzelheiten und die Bedingungen wie vieler anderer, so auch dieser Erscheinungen sich vorzüglich beim Studium der einfachsten Organismen offenbaren würden, hat VERWORN[2]) das Verhalten einzelliger Wesen gegenüber dem konstanten Gleichstrom geprüft. Seitdem ist die reizvolle Erscheinung der elektrischen Orientierung und Wanderung der Protisten Gegenstand zahlreicher Studien geworden. Das Verständnis eines derartigen Vorganges kann in zwei verschiedenen Richtungen Förderung erfahren. Einmal indem die biologische Seite des Falles betont wird dadurch, daß die Beobachtung von der Bewegung des ganzen Tieres ausgedehnt wird auf die Beobachtung der Reizbeantwortung einzelner Teile im Innern oder an der Peripherie der Tiere. Dann aber indem auf die physikalisch-chemische Seite des Vorganges der Nachdruck gelegt und dementsprechend nach den hier möglichen physikalisch-chemischen Wirkungen des elektrischen Stromes gefragt wird. Naturgemäß bewegen sich die vorhandenen, von Physiologen herrührenden, Arbeiten mehr auf dem ersteren Wege. VERWORN nimmt an, daß „die primären Wirkungen des galvanischen Stromes an der Eintritts- und an der Austrittsstelle der lebendigen Substanz

1) HERMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 37, 1885, p. 1.
2) VERWORN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 45, p. 1, u. Bd. 46, p. 267, 1889.

lokalisiert sind"[1]) und daß es sich dabei um kontraktorische bezw expansorische Erregung an den beiden Körperenden handelt. Die an. Verworns Arbeiten anschließenden Untersuchungen von Ludloff[2]), Wallengren[3]) u. a. vertiefen die Beobachtungen in der Richtung, daß sie die Aufmerksamkeit auf die den Bewegungsmechanismus der Tiere regulierenden Organe, die Cilien oder Flimmern, lenken. Besonders von Wallengren ist die Differenzierung der Flimmerbewegung an verschiedenen Stellen desselben Tieres und der Zusammenbang mit der Richtung, in welcher sich das ganze Tier bewegt, eingehend studiert werden.

II. Fragen wir nun — darüber hinausgehend — nach den durch den Strom eintretenden physikalisch-chemischen Vorgängen, die der gerichteten Bewegung zu Grunde liegen, so ist von vornherein einzusehen, daß diese Frage hier eher Aussicht auf Beantwortung haben wird, als bei der gewöhnlichen elektrischen Reizung, die durch Stromschwankungen, Oeffnung und Schließung erfolgt. Denn dabei werden die chemischen Aenderungen durch den Wechsel der Stromrichtung beständig wieder rückgängig gemacht, und eine Theorie der Erscheinungen[4]) hat es mit komplizierteren Vorgängen zu tun. Anders im vorliegenden Falle, wo der in einer Richtung verlaufende elektrische Strom zu einer Anhäufung eventuell auftretender Produkte führen würde.

„Die Galvanotaxis tritt mit der präzisen Sicherheit physikalischer Erscheinungen auf" sagt Verworn und man kann darin gleichsam eine Aufforderung erblicken, die anorganischen Prinzipien der Erscheinung aufzusuchen.

Wir haben die Mehrzahl der vorhandenen Versuche wiederholt und uns dabei verschiedener Anordnungen bedient. Zunächst der Zelle von Verworn, die auf dem Objektglase so hergestellt wird, daß zwei Seiten durch Tonleisten gebildet werden, welchen durch angelegte unpolarisierbare Pinselelektroden der Strom zugeführt wird. Hierbei und ebenso bei dem Eintauchen von Tonstab-Elektroden in die Flüssigkeit ist die Einwirkung der elektrolytischen Zersetzungsprodukte auf die Tiere vermieden. Ein Einwand gegen die Anordnung ließe sich allenfalls daraus herleiten, daß durch die Poren des Tons eine Kataphorese des Wassers zur Kathode stattfindet und

1) Verworn, Allgemeine Physiologie, 4. Aufl., 1903, p. 450.

2) Ludloff, Pflügers Archiv, Bd. 63, 1896, p. 121.

3) Wallengren, Verworns Ztschr. f. allg. Physiologie, Bd. 2 u. 3, 1902 u. 1903.

4) Nernst, Gött. Nachr., Math.-phys. Klasse, 1899, Bd. 104.

daß vom Wasser eventuell die darin schwebenden Tiere mitgeführt werden könnten. Wir haben eine solche Mitführung der Paramäcien durch das Wasser deutlich wahrnehmen können, als wir gelegentlich einen Versuch anstellten, ob die Tiere durch ein starkes Magnetfeld beeinflußt würden. Mit Hilfe eines Elektromagneten wurde ein Feld von ca. 5000 c. g. s. hergestellt. Zwischen den Polen befand sich das Objektgläschen mit den Paramäcien. Man konnte bei Stromschluß deutlich eine Bewegung der Tiere wahrnehmen, die bei Stromöffnung zurückging. Sie waren aber bei dieser Bewegung nicht orientiert, und die nähere Prüfung ergab, daß die Bewegung lediglich von der bekannten Einstellung der diamagnetischen Flüssigkeit zwischen den Magnetpolen herrührte. Die strömende Flüssigkeit nahm bei der Einstellung und der Rückkehr die Paramäcien mit. Wendet man dagegen Platinelektroden an, die als Drähte die Querseiten der Zelle begrenzen, so macht sich bald die Einwirkung der Abscheidungsprodukte bemerkbar. Die Paramäcien, welche zuerst bis zum Kathodendraht gehen, machen nach einiger Zeit in bestimmter Entfernung davon Halt. Die an der Kathode entstandene und von ihr bei ruhiger Lage der Zelle gleichmäßig sich ausbreitende Natronlauge (bei Elektrolyse von verdünnter NaCl-Lösung) hält die Paramäcien in einer geraden, zur Kathode genau parallelen Linie auf. Die Linie rückt mit der Zeit immer weiter von der Kathode ab, und die Schicht zwischen ihr und der Kathode wächst proportional der durch den Elektrolyten gegangenen Strommenge.

III. Wenn man nun die verschiedenen Möglichkeiten einer physikalisch-chemischen Deutung aufsucht, so ist das nächstliegende Analogon — auf das denn auch bereits Verworn hinweist — die Kataphorese suspendierter Teilchen [1]) durch den Strom, die, wie sich gezeigt hat, auch bei kolloidalen Stoffen [2]) auftritt. Daß jedenfalls die Galvanotaxis der Protisten nicht identisch ist mit der Kataphorese suspendierter Teilchen, erhellt aus der Tatsache, daß getötete Tiere die Erscheinung nicht mehr zeigen. In ruhender Flüssigkeit sinken solche Tiere allerdings rasch zu Boden. Verzögert man das aber dadurch, daß man sie in einer spezifisch schwereren Flüssigkeit suspendiert, z. B. in einer Rohrzuckerlösung, so kann man eine Bewegung zur Anode erhalten, zu deren Erzeugung aber elektromotorische Kräfte ganz anderer Größenordnung erforderlich sind, und deren Geschwindigkeit außerordentlich viel langsamer ist als die bei

1) Quincke, Poggendorffs Annalen, 1861, p. 113, 510.
2) Coehn, Zeitschr. f. Elektroch., Bd. 4, 1897, p. 63.

der Galvanotaxis. Um einen Anhalt zu geben, so betrug bei Anlegung von 16 Volt an die Enden der ca. 25 mm langen Zelle bei der Galvanotaxis lebender Paramäcien ihre mit dem Okularmikrometer gemessene Geschwindigkeit im Mittel 3 mm pro Sekunde, während bei toten Paramäcien eine Spannung von 220 Volt erforderlich war, um eine Geschwindigkeit von 0,15 mm zu erzeugen, d. h. während 0,6 Volt pro mm lebenden eine Geschwindigkeit von 3,0 mm pro Sekunde erteilten, hätte es bei toten zu Erzeugung der gleichen Geschwindigkeit einer elektromotorischen Kraft von 200 Volt pro mm bedurft.

IV. Auf rein chemische Vorgänge wird die Galvanotaxis zurückgeführt von Loeb und Budgett[1]). Sie nehmen die positive und negative Chemotaxis als eine gegebene Tatsache an, insbesondere die Erscheinung, daß die Paramäcien in verdünnte Säuren hineingehen und Alkalien fliehen. Der Strom soll bewirken, daß an einem Ende des Tieres Alkali, am anderen Säure entsteht. Aus der Tatsache, daß diese aufgesucht und jene gemieden wird, ergibt sich dann eine gerichtete Bewegung des Tieres.

Die spezielle Annahme der Verfasser über den Mechanismus der Säure- und Alkalibildung weist bereits Ostwald in einem Referat[2]) über die Arbeit zurück, läßt aber die Möglichkeit offen, daß die Annahme halbdurchlässiger Membranen zu solchem Ergebnis führen könne.

Es gibt nun in der Tat Fälle von Ionenabscheidungen an halbdurchlässigen Membranen. Ostwald zeigte, daß an einer Ferrocyankupfermembran Kupfer abgeschieden werden kann[2]). Es ist aber sehr wahrscheinlich gemacht worden[3]), daß nicht die Eigenschaft der Halbdurchlässigkeit es ist, welche hier das Phänomen der Abscheidung veranlaßt, daß dieses vielmehr zustande kommt durch die in kapillaren Räumen auftretende, von Braun[4]) beschriebene und von Coehn[5]) auf ihre Bedingungen zurückgeführte Erscheinung der Elektrostenolyse.

Eine Entstehung von Säure und Alkali durch derartige Vorgänge hat bisher nicht konstatiert werden können.

Aber selbst wenn wir die Möglichkeit des in seinen Entstehungs-

---

1) Loeb u. Budgett, Pflügers Archiv, Bd. 65, 1897, p. 518.
2) Ostwald, Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 24, 1897, p. 532.
3) B. Moritz, Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 33, 1900, p. 513.
4) Braun, Wied. Ann., Bd. 42, 1891, p. 450.
5) Coehn, Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 25, 1898, p. 651.

bedingungen nicht übersehbaren Auftretens von Säure und Alkali annehmen würden, so erscheint es doch ausgeschlossen, daß darin der primäre Anreiz zur Galvanotaxis, d. h. zur gerichteten Bewegung der Tiere liegt. Wenn lediglich die Entstehung von Säure und Alkali an den beiden Enden des Tieres den Anreiz zur Bewegung bildet, so ist es völlig unerklärlich, weshalb das Tier, wenn es bei Stromschluß verkehrt, d. h. mit dem oralen Ende zur Anode steht, in welcher Stellung natürlich auch Säure und Alkali an den Enden entstehen würden, erst eine Drehung ausführt, um Säure und Alkali an den beiden anderen Enden entstehen zu lassen!

Eine weitere Erwägung entzieht der Annahme, daß wir es in der Entstehung von Säure und Alkali mit dem Anlaß der Bewegung zu tun haben könnten, völlig den Boden. Wenn an den beiden Enden des Tieres beim Stromdurchgang Säure und Alkali gebildet werden, so wäre die dadurch entstehende Polarisation dem sie erzeugenden Strome entgegengerichtet. Mithin werden bald nach dem Stromschluß keine Stromlinien mehr durch das Tier hindurchgehen. Wenigstens wird dazu die Ueberschreitung einer bestimmten elektromotorischen Kraft erforderlich sein, die sich aus der Erwägung ergibt, daß die Arbeit zur Trennung von Säure und Alkali geleistet werden muß. Nun haben wir uns aber überzeugen können, daß schon, wenn man eine Spannung von 0,2 Volt an die in paramäcienhaltiger 0,001 normaler Kochsalzlösung befindlichen Platindrähte legte, die Galvanotaxis vollkommen deutlich war. Man kann nicht annehmen, daß dann auf der kurzen Strecke, welche die Längsrichtung des Tieres mißt, die elektromotorische Kraft herrscht, welche zur Abscheidung von Alkali und Säure an den beiden Enden ausreicht.

Wie man weiß, fliehen die Tiere, wenn die Möglichkeit dazu vorhanden ist, die Einwirkung des Stromes und begeben sich außerhalb des Gebietes der Stromlinien. Wenn nun wirklich der Strom elektrolytische Produkte an ihren Enden erzeugte, so wäre Stromumkehr gleichbedeutend mit Zerstörung der dem Tiere lästigen Wirkung. Statt aber dieser, wie man erwarten müßte, ruhig standzuhalten, kehren die Tiere bei Stromumkehr selbst um und geben so Gelegenheit zum weiteren Fortgang der von ihnen sonst gemiedenen Wirkung. Die Annahme von Loeb und Budgett, daß die Entstehung von Zersetzungsprodukten an den Enden des Tieres die Ursache seiner Bewegung sein könne, ist also aus einer Reihe von Gründen nicht haltbar.

V. Wir sehen die Deutung der Galvanotaxis in den folgenden beiden Sätzen:

a) Die Tiere tragen eine elektrische Ladung. Sie werden dadurch zu der entgegengesetzt geladenen Elektrode gezogen;

b) sie folgen diesem Zuge und schwimmen dabei in der Orientierung, in der sie zu schwimmen gewohnt sind.

Die Frage ist: woher rührt die elektrische Ladung?

Innerhalb des Tieres befinden sich neben kolloiden auch leicht diffundierbare Stoffe, Salze in dem ihrem Verdünnungsgrade entsprechenden Dissoziationszustande. Machen wir nun die durch viele Tatsachen wohlbegründete Annahme, die Protoplasmahülle sei für die beiden Ionen des betreffenden Salzes verschieden durchlässig, und zwar in unserem Falle für negative Ionen, z. B. Cl^-, leicht durchlässig, für positive, z. B. Na^+, schwerer durchlässig. Bringen wir dann die Paramäcien in destilliertes Wasser oder in eine sehr verdünnte Kochsalzlösung, so werden Cl-Ionen, für welche die Membran durchlässig ist, aus dem Tier herausdiffundieren. Die entsprechenden Na-Ionen können aber nicht heraus, und infolgedessen trägt das Tier jetzt eine positive Ladung. Natürlich kann dieses Herausdiffundieren von Cl nur in minimalem Maße stattfinden. Denn gerade wie bei der Entstehung von Potentialdifferenzen an der Grenze verschieden konzentrierter Lösungen mit Ionen von verschiedener Wanderungsgeschwindigkeit[1]) setzen sich die elektrischen Kräfte dem Fortschreiten des die Potentialdifferenz herstellenden Vorganges entgegen. Aber die Ladung erfolgt dort wie hier. Das Paramaecium bleibt also positiv geladen zurück und wird infolgedessen, wenn wir einen Strom durch die Flüssigkeit leiten, von der Kathode angezogen. Diesem Zuge folgt das Tier und schwimmt dorthin in der Orientierung, in der es zu schwimmen gewohnt ist: mit dem oralen Ende voran. Diese Anziehung würde also zunächst eine passive Bewegung herbeiführen, und man könnte die dadurch erzeugte Reibung am Wasser als den Reiz ansehen, der die zweckentsprechenden Flimmerschläge zur Orientierung behufs aktiver Bewegung in dieser Richtung auslöst.

Unsere Auffassung führt sofort zu einer wichtigen Folgerung. Man übersieht, daß das Herausdiffundieren von negativen Ionen nur erfolgen kann, wenn außerhalb des Tieres die Konzentration geringer ist als im Innern. Ist umgekehrt außen die Konzentration größer, so muß die Durchlässigkeit der Membran für negative Ionen be-

1) Nernst, Zeitschr. f. phys. Chem., Bd. 4, 1889, p. 129.

wirken, daß solche in das Tier hineindiffundieren. Mithin muß dann das Tier nicht wie vorher positiv, sondern negativ geladen sein. Und das hat sich in der Tat unzweideutig gezeigt:

In verdünnter Kochsalzlösung wanderten die Tiere zur Kathode, in stärkerer zur Anode. Die Tatsache, die schon früher gelegentlich erwähnt war, ergibt sich als eine notwendige Folgerung aus unserer Anschauung.

Es ist bekannt, daß in stärkeren Salzlösungen die Tiere sich ohne Strom häufig, und zwar meist nur kurze Zeit, rückwärts, d. h. mit dem aboralen Ende voran bewegen. Bei Stromdurchgang behalten sie diese Orientierung bei. Sie folgen eben der durch den Sinn ihrer Ladung gegebenen Anziehung und schwimmen dabei in der Orientierung, in der sie auch ohne Strom in der betreffenden Lösung schwimmen.

Es liegt nahe, die Grenzkonzentration für die anodische und kathodische Galvanotaxis aufzusuchen. Man hätte damit die Salzkonzentration im Innern der Tiere ermittelt und würde zugleich eine Salzlösung haben, in welcher die Tiere keine Galvanotaxis zeigen dürften. Die darüber angestellten Versuche haben ergeben, daß diese Grenzkonzentration zwischen 0,01 n· und 0,1 n·NaCl liegt. In der ersten sind die Tiere positiv, in der zweiten negativ geladen, wandern dementsprechend dort zur Kathode, hier zur Anode. Dabei ist zu bemerken, daß die anodische Galvanotaxis sich nicht sofort nach dem Hinzufügen der Tiere zu der Salzlösung zeigt. Es bedarf dazu einiger Sekunden bis Minuten. Schließt man sofort nach dem Hinzufügen der Tiere zu der stärkeren Salzlösung einen Moment den Strom, so sind die meisten Tiere deutlich kathodisch. Bei späterem Schließen sind noch etliche kathodisch, andere zeigen überhaupt keine deutlich gerichtete Bewegung, man nimmt aber auch zur Anode sich bewegende wahr, bis bei noch späterem Schließen, nach höchstens 2—3 Minuten, alle anodisch geworden sind.

In der Tatsache, daß diese Umladung lediglich durch Verweilen in der Lösung, also ohne Einwirkung des Stromes erfolgt, liegt ein weiteres Argument gegen die Ansicht von Loeb und Budgett, welche den Antrieb zur Bewegung in der Einwirkung elektrolytischer Zersetzungsprodukte erkennen wollen. Eine genauere Feststellung der Grenzkonzentrationen, als oben gegeben, und die Herstellung einer Lösung, in der gar keine gerichtete Bewegung stattfindet, läßt sich nicht ausführen, da innerhalb des angegebenen Konzentrationsintervalls ein einheitliches Verhalten der Tiere nicht erreichbar ist.

VI. Aus unserer Vorstellung über die Existenz einer elektrischen Ladung und über die Art ihrer Entstehung folgte mit Notwendigkeit die Umkehr der Wanderungsrichtung in konzentrierten Lösungen. Eine zweite Folgerung ist die, daß der Eintritt der Umkehrerscheinung nur vom osmotischen Druck, nicht aber von der chemischen Natur der Salzlösung abhängen darf. Denn die Größe der Diffusion hängt von dem Gefälle des osmotischen Druckes ab, und der Ladungssinn ergibt sich aus der überwiegenden Diffusionsrichtung.

Auch diese Folgerung wird durch die Tatsachen bestätigt. In Bikarbonatlösungen wurde der Wechsel von kathodischer Galvanotaxis in verdünnten zu anodischer Galvanotaxis in konzentrierteren Lösungen wie vorher bei Chlornatriumlösung gefunden.

Endlich haben wir noch einen Versuch ausgeführt, um zu beweisen, daß der Eintritt des Schwimmens zur Anode in Salzlösungen von stärkerer Konzentration nicht etwa durch eine Wirkung des höheren osmotischen Druckes an sich eintritt, sondern daß dieser höhere osmotische Druck von einem Elektrolyten herrühren muß, weil nur so eine Umladung erfolgen kann. Wir haben die Tiere in Rohrzuckerlösung gebracht, deren osmotischer Durck den der stärkeren Salzlösungen mehrfach überschritt. Das erwartete Ergebnis trat in allen Fällen ein: die Tiere zeigten stets kathodische Galvanotaxis wie in verdünnten Salzlösungen.

VII. Die hier gegebene Deutung der Galvanotaxis erklärt nur die gerichtete Bewegung der Tiere; es ist aber nicht einzusehen, wie daraus bleibende Veränderungen an den Tieren und Schädigungen hervorgehen sollen. In der Tat kann man denn auch Spannungen, die eben nur gerade erkennbare Galvanotaxis hervorrufen, längere Zeit auf die Tiere einwirken lassen, ohne daß etwas anderes als die gerichtete Bewegung wahrgenommen wird.

Es bedarf der Ueberschreitung einer bestimmten Grenzspannung, um andere Effekte hervortreten zu lassen: die anodische „Zipfel“-Bildung, Austritt des Endoplasma etc.

Es entsteht die Frage, auf welche Vorgänge die bleibenden Veränderungen zurückzuführen sind. Gehen Stromlinien durch den Körper des Tieres, so haben wir — unter der berechtigten Annahme, daß das Protoplasma als Lösungsmittel für Ionen aufzufassen ist — den Fall realisiert, daß ein Strom durch die Grenzfläche zweier Lösungsmittel geht. Die dabei möglichen elektrolytischen Erscheinungen

sind von NERNST und RIESENFELD[1]) eingehend behandelt worden. Es kann hiernach lediglich zu Konzentrationsänderungen des Elektrolyten in der Grenzfläche kommen, die in dem Falle geringer Löslichkeit des Elektrolyten auch zu festen Abscheidungen desselben führen können. Es wird den Gegenstand einer besonderen Untersuchung über die Zerstörung der Tiere durch den Strom zu bilden haben, wie das Protoplasma sich als Lösungsmittel für die in Betracht kommenden Ionen verhält. Aus der Kenntnis der dabei zu ermittelnden Ueberführungszahlen dieser Ionen im Protoplasma werden sich dann die Vorgänge an den Grenzflächen vorhersagen lassen.

Diese Möglichkeiten sollen hier nicht weiter ausgeführt werden. Denn den Gegenstand der vorliegenden Untersuchung bilden nicht die Veränderungen und zur Zerstörung der Tiere führenden Wirkungen des elektrischen Stromes, sondern es handelte sich darum, den Vorgang der gerichteten Bewegung im Strome auf seine primäre Ursache zurückzuführen.

Die erhaltenen Ergebnisse möchten wir in folgenden Sätzen zusammenfassen:

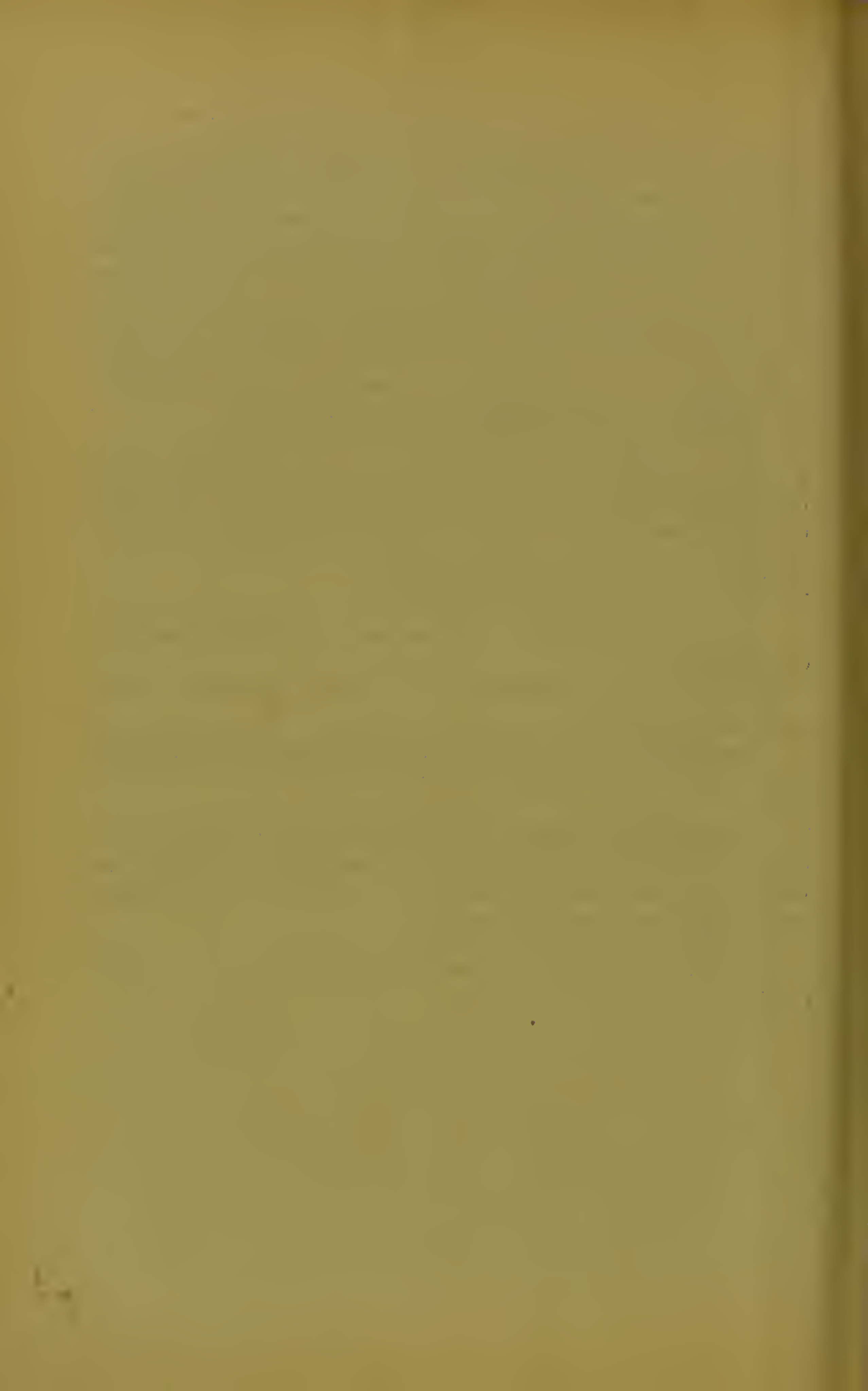
Die Ursache der Galvanotaxis ist in einer elektrischen Ladung der Tiere zu suchen.

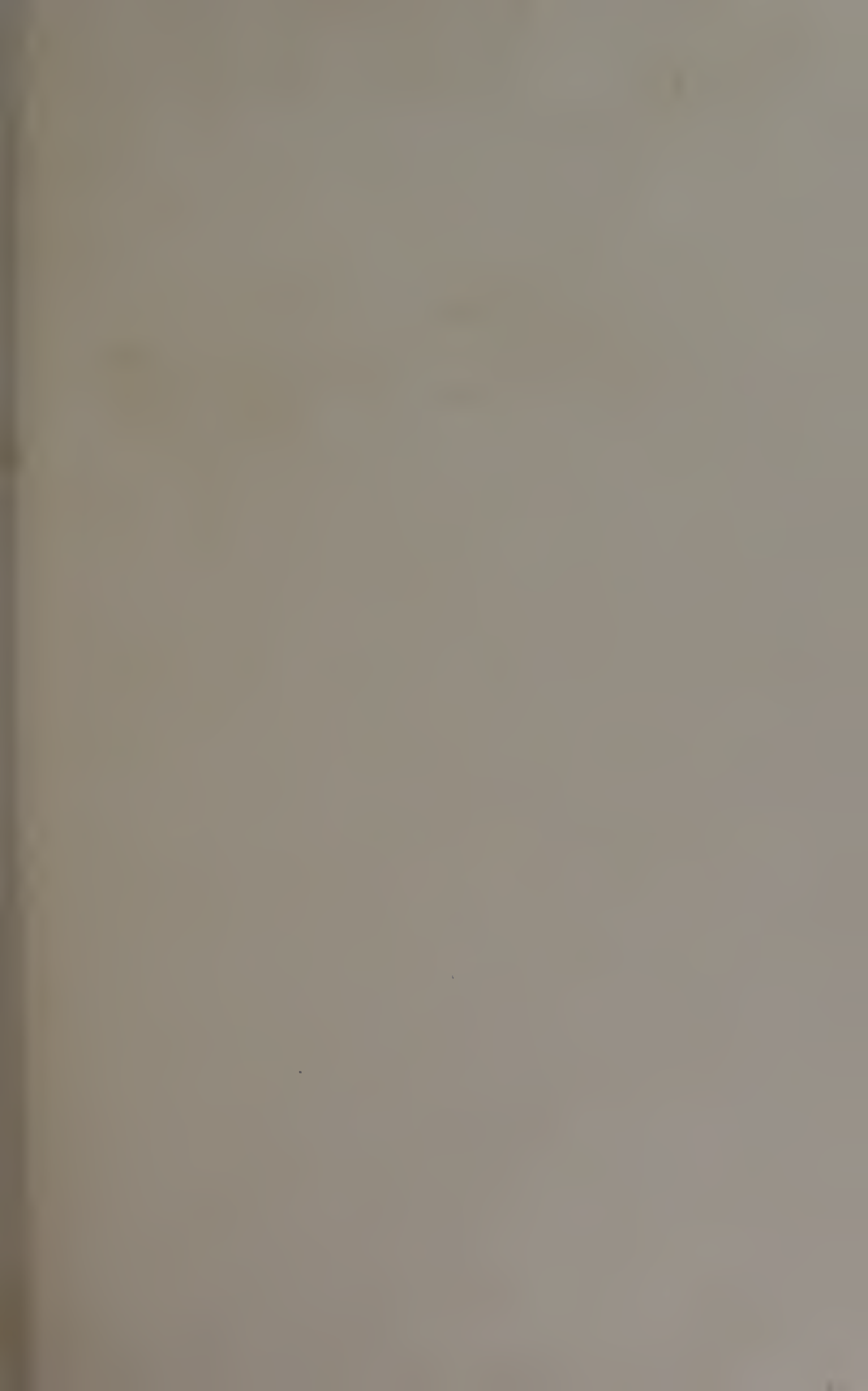
Diese Ladung ergibt sich aus der verschiedenen Durchlässigkeit der lebenden Protoplasmamembran für die beiden Ionen von Elektrolyten.

Die Folgerungen, welche aus dieser Hypothese für die Wanderungsrichtung in Lösungen von Elektrolyten verschiedener Konzentration und in Lösungen von Nichtelektrolyten gezogen werden können, wurden durch die Tatsachen bestätigt.

---

1) NERNST u. RIESENFELD, DRUDES Ann. d. Physik, Bd. 8, 1902, p. 600.








24ColorCard CameraTrax.com